DOI: 10311931/guihaia. gxzw202406029

# 中国荞麦属 11 种植物的花粉形态及其分类学意义

胡梦<sup>1,2</sup>, 谭露<sup>2</sup>, 王清海<sup>2</sup>, 杜含梅<sup>2</sup>, 李声春<sup>2</sup>, 徐洲<sup>2</sup>, 吴丹丹<sup>1</sup>, 王安虎<sup>2\*</sup>

(1. 四川农业大学 小麦研究所,成都 611134;

2. 西昌学院 攀西特色作物研究与利用四川省重点实验室,四川 西昌 615000)

**摘 要:** 荞麦属植物是栽培荞麦作物遗传改良的基因库,但该属的系统位置及物种鉴定存在争议。为探讨荞麦属花粉的形态特征及其分类学意义,通过扫描电镜观察了荞麦属 11 种及 2 亚种的花粉形态特征,结果表明: (1) 13 个样品的花粉形状为长球形或近球形,花粉大小在种间差异较明显,甜荞野生近缘种和细柄野荞为大粒花粉,花叶野荞属小粒花粉,其余 10 种均属中等花粉。(2) 花粉外壁纹饰均为细网状,但种间的花粉表面网眼大小和密度存在明显差异。(3) 聚类分析的结果显示: 苦荞野生近缘种、线叶野荞麦、栽培苦荞麦、硬枝野荞麦和花叶野荞的花粉形态相似,萌发沟长、宽均较小,花粉形状近球形和长球形,花粉大小为中等大小或小花粉;密毛野荞、硫穗野荞麦、长柄野荞麦、灌野荞麦、金荞麦和理县野荞的花粉形态相似,具有萌发沟长、宽为中等,花粉形状为近球形或长球形,花粉均为中等大小;而甜荞野生近缘种与细柄野荞花粉形态相近,并且与其他物种差异较大,表现在网眼宽、网脊宽、网眼大小和萌发沟长、宽最大,花粉形状为长球形,花粉大小为大花粉。该研究结果表明,荞麦属植物花粉具有形状为长球形或近球形、外壁纹饰呈细网状、萌发孔为三孔沟等共同特征,明显区别于广义蓼属其他植物,可以作为该属系统地位的参考依据。花粉形态虽然存在一定种间差异,但分辨率较低不足以用于确定种的分类地位。

关键词: 荞麦属, 花粉形态, 花粉外壁纹饰, 聚类分析, 分类学

中图分类号: Q944 文献标识码: A 文章编号:

# Pollen morphology and taxonomic significance of 11 *Fagopyrum* species (Polygonaceae) from China

HU Meng<sup>1,2</sup>, TAN Lu<sup>2</sup>, WANG Qinghai<sup>2</sup>, DU Hanmei<sup>2</sup>, LI Shengchun<sup>2</sup>,

XU Zhou<sup>2</sup>, WU Dandan<sup>1</sup>, WANG Anhu<sup>2\*</sup>

(1. Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China;

2. Panxi Crops Research and Utilization Key Laboratory of Sichuan Proince, Xichang University, Xichang 615000, Sichuan, China)

基金项目: 四川省科技厅项目(2023YFN0019); 西昌学院博士启动项目(YBZ202335); 厅州共建攀西特色作物研究与利用四川省 重点实验室发展基金项目(XNFZ2201, SZ21ZZ05)。

**第一作者:** 胡梦(1998—),硕士研究生,主要从事荞麦类植物种质资源创新研究,( E-mail)1691477020@qq.com。

<sup>\*</sup>**通信作者:** 王安虎,博士,教授,主要从事主要从事作物栽培与耕作研究,( E-mail)13795660264@163.com。

**Abstract:** The genus *Fagopyrum* is the gene pool for the genetic improvement of cultivated buckwheat. The phylogenetic status of this genus and the biosystematic relationship of some species are still controversial. Pollen morphology of Fagopyrum was observed by scanning electron microscope to provide some clues to explore the morphological characteristics of Fagopyrum and its taxonomic significance. The results were as follows: (1) The pollen shape of the Fagopyrum species varied from subspheroidal to prolate, and the pollen sizes varied significantly among species. Of which, the pollen of F. tataricum ssp. potanini and F. gracilipes were the biggest, F. callianthum was the smallest, the rest were medium-sized. (2) The pollen exine ornamentation of Fagopyrum species was a finely reticulate. However, there are lumen differences in the size and density of pollen surface perforation among different species. (3) Cluster analysis showed the pollen morphology of F. tataricum ssp. potanini, F. lineare, F. tataricum, F. urophyllum, and F. callianthum had similar characteristics, The germination furrow is small in length and width, the pollen shape is subglobose and oblong, and the pollen size is medium or small. F. densovillosum, F. caudatum, F. statice, F. rubifolium, F. dibotrys, and F. macrocarpum were similar, with germination furrow of medium length and width, pollen shape subglobose or oblong, pollen all of medium size. Surprisingly, the pollen morphology of F. esculentum ssp. ancestralis and F. gracilipes were quite different from other species, expressed in mesh width, ridge width, mesh size and germination furrow length and width are the largest, pollen shape is oblong and pollen size is large. In all, the pollen of Fagopyrum has the common characteristics of sub-spheroidal or prolate shape, exine ornamentation is finely reticulate, tricolporate aperature, which are different from other species of *Polygonum*, which means that it can be used as a reference to determine the phylogenetic status of this genus. Although there are differences in pollen morphology between taxa, the low resolution is not enough to distinguish the species of Fagopyrum.

**Keywords:** Fagopyrum, pollen shape, extine ornamentation, cluster analysis, taxonomy

荞麦属(Fagopyrum Miller)植物对逆境(如干旱、低温、酸性等)具有极高的耐性,是栽培 荞麦遗传改良的理想基因资源(王安虎等,2006;杨玉霞,2008)。该属植物广布于亚洲和欧洲, 其中中国西南(四川、云南、贵州、西藏)是荞麦属植物的起源中心、分布区和多样化中心(Chen., 1999; 唐字等, 2019; 文雯, 2019; Fan et al., 2021)。据《中国植物志》记载该属约有 15 种, 我国有 10 种 1 个变种(李安仁, 1998),其中苦荞麦和甜荞为栽培种。但近年来荞麦属不断有新 种被报道,如 F. tibeticum、F. longzhoushanense、F. longistylum、F. snowdenii 等,目前该属约 20 余种 (Tian et al., 2011; Wang et al., 2017; Ohsako & Li., 2020; Zhang et al., 2021; 周美亮等, 2021; Min et al., 2023)。荞麦属是否该独立成属一直是分类学者争议的焦点(Komarov., 1936; Chen., 1999; 唐字等,2019),主要有两个观点。一种观点认为荞麦属应归入蓼属(Polygonum L.)中(Steward, 1930; Komarov, 1936; Graham & Wood, 1965), 而另一种观点认为应该将其作为独立的属处理 (Graham, 1965; Ohnishi & Matsuoka, 1996; 李安仁, 1998)。除此之外,该属部分物种的种间 关系也一直未确定。例如: Chen (1999) 根据金荞麦[F. dibotrys (Trev.) Meisn.] 的形态及核型差异, 应将其进一步划分为3个种,即大野荞(F. megaspartanum)、毛野荞(F. pilus)和金荞麦(F. dibotrys)。 而周美亮等(2021)认为,基于对花、瘦果的解剖观察结果,三者应为同一物种。Wang 等(2017) 基于瘦果棱角有翅的形态特征,发表了新种 F. longzhoushanense。而其他学者则认为瘦果棱具翅 不足以作为荞麦属物种的分类依据,除在果实的棱上具翅之外,F. longzhoushanense 的形态特征、 染色体数与 F. pugense 一致,所以将 F. longzhoushanense 作为 F. pugense 的异名处理(唐宇等, 2019)。 这些争议的存在表明,仅仅基于植物形态特征和染色体特征我们无法明确荞麦属的系统地位及物 种的种间关系,需要更多的证据来支撑。

一些研究表明,花粉形态特征常可以反映种属特征,因此可以用来探讨荞麦属种间系统关系(Hedberg,1946)与植物的茎、叶等器官的表型特征相比,花粉形态具有较强的遗传保守性(袁涛,1999;薛美玲,2024),不易受外界因素干扰,因而可以在一定程度上反映科、属间,乃至种间的进化和亲缘关系(孔红和王庆瑞,1991;张玉霞等,2002;韦仲新,2003;李洪池等,2021)。Hedberg (1946)根据荞麦属植物花粉的外壁纹饰、植株外部形态特征、解剖学特征以及染色体基本数目提出维持荞麦属的系统地位。国内学者的研究也表明荞麦属的花粉形态具有一致性,其外壁纹饰为细网状,萌发孔为三孔沟(赵佐成等,2000;史建强,2015)。另外,荞麦属的花粉在形态学上与其他广义蓼属花粉形态特征有显著的差异,这也支持将其从蓼属中划分出来,作为独立的属处理(周忠泽等,2002)。Leeuwen等(1988)报道了两种栽培荞麦的花粉形态,结果显示两者之间存在较大差异,主要表现在花粉极轴长(P)和赤道轴长(E)的差异,其中 F. esculentum花粉极轴长(P)为 50.0~(59.5)~73.5 μm 赤道轴(E)为 36.5~(43.5)~52 μm。F. tataricum 花粉极轴长(P)为 36.5~(43.5)~52.5 μm,赤道轴(E)为 27.0~(29.0)~31 μm。截至目前,荞麦属物种的花粉形态数据尚不完整,本研究中涉及的 5 个种(花叶野荞、密毛野荞、理县野荞、长柄野荞麦、灌野荞麦)和 2 个亚种(苦荞麦野生近缘种和甜荞野生近缘种)的花粉形态还未被报道。

本研究以中国西南地区为研究区域,依托该地区丰富的荞麦植物资源,收集了荞麦属 11 种及 2 亚种为研究材料,通过观察、比较它们的花粉形态特征,以探究: (1)荞麦属植物花粉形态的普遍特征; (2)该属植物花粉形态的种间差异; (3)花粉形态特征对荞麦属植物分类研究的意义。以完善荞麦属植物的孢粉学数据。

# 1 材料与方法

#### 1.1 实验材料

于 2023 年 9—11 月在中国西南地区收集了荞麦属 11 种 2 亚种荞麦属植物,采集地信息见表 1。其中,苦荞麦(F. tataricum)选用的是西荞 8 号(川认杂粮 2022003)。凭证标本保存于攀西特色作物研究与利用四川省重点实验室标本室。

#### 表 1 荞麦属供试材料采集信息

Table 1 Collecting information of Fagopyrum in the present study

		采集地信息 Collection site information					
编号 No.	种名 Species						
		采集地	经度	纬度	海拔		
		Collection site	Longitude	Latitude	Altitude (m)		
1	花叶野荞	四川省理县	103.626° E	31.491° N	1 385		
	F. callianthum	Li County, Sichuan					
		Province					
2	金荞麦	四川省普格县	102.437° E	27.599° N	1 856		
	F. dibotrys	Puge County,					
		Sichuan Province					
3	密毛野荞	四川省泸定县	102.219° E	29.885° N	1 272		
	F. densovillosum	Luding County,					
		Sichuan Province					
4	甜荞野生近缘种	四川省雷波县	103.584° E	28.248° N	857		
	F. esculentum ssp. ancestralis	Leibo County,					
		Sichuan Province					

5	细柄野荞	四川省普格县	102.43° E	27.589° N	1 951
	F. gracilipes	Puge County,			
		Sichuan Province			
6	疏穗野荞麦	四川省茂县	103.719° E	31.572° N	1 432
	F.caudatum	Mao County,			
		Sichuan Province			
7	线叶野荞麦	云南省祥云县	100.532° E	25.429° N	1 980
	F. lineare	Xiangyun County,			
		Yunnan Province			
8	理县野荞	四川省理县	103.177° E	31.467° N	1 764
	F. macrocarpum	Li County, Sichuan			
		Province			
9	灌野荞麦	四川省马尔康市	102.105° E	31.929° N	2 468
	F. rubifolium	Makang County,			
		Sichuan Province			
10	长柄野荞麦	云南省个旧市	103.200° E	23.425° N	1 554
	F. statice	Gejiu County,			
		Yunnan Province			
11	苦荞麦 (西荞 8 号)	四川省西昌市	102.1976° E	27.956° N	1 551
	F. tataricum	Xichang County,			
		Sichuan Province			
12	苦荞野生近缘种	四川省丹巴县	101.878° E	30.932° N	1 887
	F. tataricum ssp. potanini	Danba County,			
		Sichuan Province			
13	硬枝野荞麦	四川省雷波县	103.608° E	28.298° N	1 232
	F. urophyllum	Leibo County,			
		Sichuan Province			

#### 1.2 方法

## 1.2.1 花粉扫描电镜

在野外,将新鲜花药置于戊二醛中并 4 ℃保存,送至武汉科瑞锐诺生物科技有限公司进行电镜扫描、拍照。

# 1.2.2 花粉形态描述

用 Image J 软件测量花粉极轴长(P)、赤道轴(E)长以及萌发沟长等花粉形态指标,并观察外壁纹饰等特点。

花粉形状: P/E<0.5 为超扁圆球形; 0.5<P/E<0.88 为扁球形; 0.88<P/E<1.14 为近球形; 1.14<P/E<2 为长球形; P/E>2 为超长球形 (王伏雄, 1995)。

花粉大小: 以最长轴的长度表示。 $10\sim25~\mu m$  为小花粉粒;  $25\sim50~\mu m$  为中等大小花粉粒;  $50\sim100~\mu m$  为大花粉粒(埃尔特曼,1978)。

网眼类型: 以网眼直径来表示。网眼直径<1  $\mu$ m 为微细网状; 1<网眼直径<1.5  $\mu$ m 为细网状; M眼直径>1.5~2.5  $\mu$ m 为网状(Lopez et al., 2013)。

网眼大小: 网眼长×网眼宽。

花粉外壁纹饰:参照王伏雄(1995)。

# 1.2.3 数据分析

用 Excel 2019 进行花粉形态数据统计分析,Photoshop CS 6.0 进行图片处理,SPSS 22.0 软件对花粉的极轴长、赤道轴长以及萌发沟长等指标进行显著性差异分析,采用组间联系方法和欧式距离进行聚类分析。

# 2 结果与分析

#### 2.1 花粉粒大小和形状

供试荞麦属植物的花粉大小在种间存在差异。由表 2 可知,甜荞野生近缘种和细柄野荞的花粉为大花粉,极轴长 P 分别为 46.48  $\mu$ m 和 46.79  $\mu$ m; 花叶野荞属于小花粉,极轴平均长度为 22.87  $\mu$ m; 其余荞麦属类群均属于中等大小花粉,极轴平均长度介于 25.77~33.69  $\mu$ m 之间,赤道轴平均长度介于 22.93~32.59  $\mu$ m 间。供试材料中,细柄野荞的花粉最大(P=46.79  $\mu$ m,E=36.38  $\mu$ m),花叶野荞的花粉最小(P=22.87  $\mu$ m,E=23.46  $\mu$ m),极轴长度和赤道轴长度存在显著的种间差异。

由表 2 可知, 荞麦属植物花粉粒的 P/E 介于 0.97~1.40 之间, 说明花粉形状呈长球形或近球形。其中甜荞野生近缘种、细柄野荞、苦荞麦、疏穗野荞麦、线叶野荞麦和苦荞野生近缘种的 P/E 介于  $1.18~1.40~\mu m$  之间,属于长球形,其余 7 个种 P/E 介于  $0.97~1.13~\mu m$  之间,属于近球形。极面观为钝三角形或近圆形(图 1,图 2:1A-13A),赤道面观多为扁球形、近球形(图 1,图 2:1B-13B)。

## 表 2 荞麦属 13 个类群的花粉大小与形状

Table 2 Pollen size and shape of 13 taxa of Fagopyrum

编号 No.	种名 Species	极轴长(P) Pole axis (μm)	赤道轴长 (E) Equatorial axis(μm)	花粉形状 P/E (Pollen shape)	花粉大 小 Pollen size	萌发孔长 Length of germination groove (μm)	萌发孔宽 Colporate width (μm)
1	花叶野荞	22.87±1.63g	23.46±0.57f	近球形	小	19.29±2.87f	3.23±0.55bcde
	F. callianthum			Subspheroidal	Small		
2	金荞麦	33.42±1.04bc	30.5±0.8cd	近球形	中	29.76±0.92b	2.70±0.93abcd
	F. dibotrys			Subspheroidal	Medium		
3	密毛野荞	31.44±0.43cd	27.94±1.97e	近球形	中	25.87±2.85bcd	4.22±0.53ab
	F. densovillosum			Subspheroidal	Medium		
4	甜荞野生近缘种	46.48±1.3a	33.32±1.23b	长球形	大	40.28±1.57a	3.69±0.45bcde
	F. esculentum			Prolate	Big		
	ssp. ancestralis						
5	细柄野荞	46.79±1.97a	$36.38 \pm 0.09a$	长球形	大	38.21±3.21a	2.91±0.54a
	F. gracilipes			Prolate	Big		
6	疏穗野荞麦	34.32±0.23b	28.95±0.53de	长球形	中	$28.38\pm2.17b$	3.7±0.65abcd
	F. caudatum			Prolate	Medium		
7	线叶野荞麦	26.94±0.36ef	$22.93 \pm 0.48 f$	长球形	中	21.71±2.19ef	3.52±0.69abcd
	F. lineare			Prolate	Medium		
8	理县野荞	33.69±2.03bc	32.59±0.31bc	近球形	中	26.89±0.86bc	2.72±1.7abcd
	F. macrocarpum			Subspheroidal	Medium		
9	灌野荞麦	31.52±1.81cd	29.92±1.59de	近球形	中	24.28±0.47cde	3.76±0.3abcde
	F. rubifolium			Subspheroidal	Medium		
10	长柄野荞麦	29.24±1.15de	28.78±0.51de	近球形	中	22.04±3.71def	2.19±1.16abc
	F. statice			Subspheroidal	Medium		
11	苦荞麦 (西荞 8	30.66±2.63d	$24.98 \pm 0.88 f$	长球形	中	26±0.56bcd	3.35±0.34bcde
	号)			Prolate	Medium		
	F. tataricum						
12	苦荞野生近缘种	27.74±0.97ef	23.79±2.96f	长球形	中	22.83±1.14def	3.06±0.6abcde
	F. tataricum ssp.			Prolate	Medium		
	potanini						
13	硬枝野荞麦	25.77±1.49f	$23.61 \pm 1.84 f$	近球形	中	19.12±3.03f	1.75±0.3cde
	F. urophyllum			Subspheroidal	Medium		

注: 同列中不同字母表示显著性差异(P<0.05), 下同。

Note: Different letters within the same column indicate significant differences (P<0.05). The same below.

#### 2.2 花粉外壁纹饰

供试荞麦属植物的花粉外壁纹饰均为细网状,但网眼形状存在较大的种间差异,呈圆形、椭圆形或呈不规则状(图 1,图 2)。其中,金荞麦的网眼形状呈圆形(图 1:5A-5D),苦荞麦(图 1:6A-6D)、苦荞野生近缘种(图 1:7A-7D)和线叶野荞麦(图 2:13A-13D)网眼形状呈椭圆形,其余荞麦属植物的网眼呈不规则状(图 1,图 2)。测量供试的荞麦属植物的网眼大小、网脊宽度、网眼直径,发现网眼最大的是甜荞野生近缘种,为 3.01 μm;苦荞麦网眼最小,为 0.16 μm,两者之间相差 2.85 μm(表 3)。供

试荞麦属植物的网脊宽度也不同,其中甜荞野生近缘种宽度最大,为 1.05 μm; 苦荞麦宽度最小,为 0.24 μm, 两者之间相差达 0.81 μm。根据网眼直径可将荞麦属植物划分为两种网眼类型,即微细网状和网状,细柄野荞为网状,其余 12 个类群为微细网状。根据花粉网眼内颗粒物密度可分为无颗粒物、低密度颗粒物、中密度颗粒物和高密度颗粒物(Dreyer, 1996)。在供试荞麦属植物中,除花叶野荞的网眼观察到高密度颗粒物外(图 1:5D),其余 12 个类群的网眼内均未观察到颗粒物(图 1,图 2:1D-4D,6D-13D)。

#### 表 3 荞麦属 13 个类群的花粉形态特征

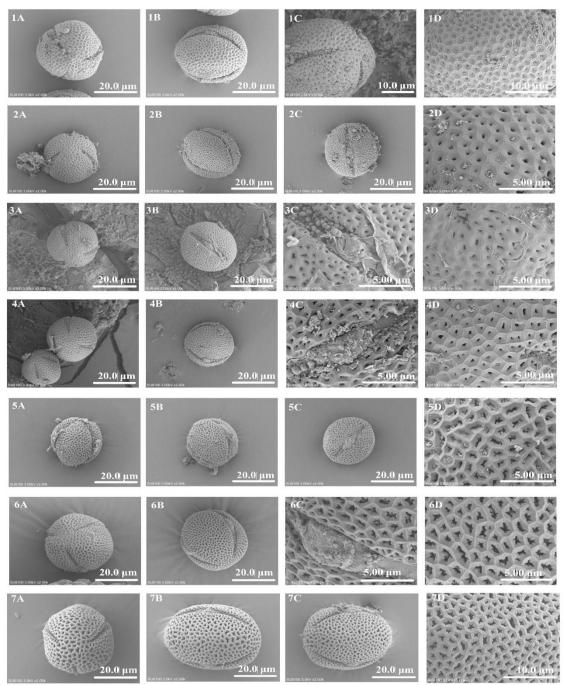
Table 3 Characteristic of pollens morphology of 13 taxa of Fagopyrum

编号	种名	网眼直径	网眼大小	网脊宽度	网眼类型
		Lumen diameter	Lumen size	Width of murus	
No.	Species	$(\mu m)$	$(\mu m)$	$(\mu m)$	Reticulum typ
1	花叶野荞	0.44±0.12cd	0.45±0.18cd	0.72±0.03cde	微细网状
	F. callianthum				Micro-reticula
2	金荞麦	0.52±0.11c	0.46±0.16cd	0.4±0.12h	微细网状
	F. dibotrys				Micro-reticula
3	密毛野荞	$0.59\pm0.08c$	$0.69 \pm 0.18$ cd	$0.81 \pm 0.06$ bc	微细网状
	F. densovillosum				Micro-reticula
4	甜荞野生近缘种	$0.91 \pm 0.11b$	$3.01 \pm 0.89a$	1.05±0.21a	微细网状
	F. esculentum ssp. ancestralis				Micro-reticula
5	细柄野荞	2.06±0.39a	1.33±0.34b	$0.97 \pm 0.14ab$	网状
	F. gracilipes				Reticulata
6	疏穗野荞麦	0.53±0.17c	0.59±0.25cd	$0.77 \pm 0.02$ cd	微细网状
	F.caudatum				Micro-reticula
7	线叶野荞麦	$0.22 \pm 0.03 d$	0.21c	$0.49\pm0.1$ fgh	微细网状
	F. lineare				Micro-reticula
8	理县野荞	0.25±0.01d	$0.83 \pm 0.09c$	$0.44 \pm 0.06 gh$	微细网状
	F. macrocarpum				Micro-reticula
9	灌野荞麦	$0.21 \pm 0.04d$	$0.45 \pm 0.07 cd$	0.7±0.11cde	微细网状
	F. rubifolium				Micro-reticula
10	长柄野荞麦	0.58±0.06c	$0.19\pm0.03c$	$0.61\pm0.09$ defg	微细网状
	F. statice				Micro-reticula
11	苦荞麦 (西荞 8 号)	$0.41 \pm 0.06$ cd	$0.16\pm0.02c$	0.24±0.03i	微细网状
	F. tataricum				Micro-reticula
12	苦荞野生近缘种	0.23±0.01d	$0.18\pm0.04c$	$0.41 \pm 0.06 h$	微细网状
	F. tataricum ssp. potanini				Micro-reticula
13	硬枝野荞麦	0.25±0.05d	0.52±0.03cd	$0.63\pm0.04$ def	微细网状
	F. urophyllum				Micro-reticula

## 2.3 花粉萌发沟

供试荞麦属植物的花粉粒均为三沟花粉粒(图 1,图 2:1A-13A),萌发沟沿着极轴方向分布,赤道中部沟较宽,两端逐渐变尖,赤道处均有明显突起物,沟内有颗粒或块状凸起,不同物种的萌发沟形态不同(图 1,图 2:1C-13C)。由表 2 可知,甜荞野生近缘种萌发孔最长,长度为 40.28 μm;硬枝野荞麦最短,长度为 19.12 μm。灌野荞麦的萌发沟宽度最宽,为 3.76 μm,硬枝野荞麦最窄,为 1.75 μm,如表 2 所示。根据萌发沟沟膜结构可以分为 2 个类型,类型 I:花叶野荞萌发沟沟膜中小颗粒以不规则的方式排列

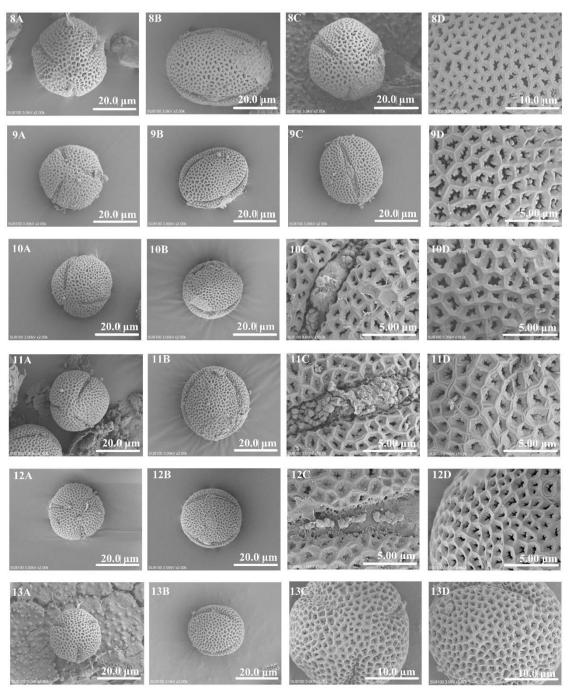
在沟膜中间(图 1:5C);类型 II:其余 12个物种萌发沟沟膜中颗粒物聚成块状,块状颗粒物不规则的填满整个沟膜,并在中央明显的聚成块状(图 1,图 2:1-4C、6C-13C)。



- 金荞麦; 2. 苦荞麦; 3. 苦荞野生近缘种; 4. 线叶荞麦; 5. 花叶野荞; 6. 密毛野荞; 7. 甜荞野生近缘种; A. 极面观; B. 赤道观面; C. 萌发沟; D. 外壁纹饰。
- 1. F. dibotrys; 2. F. tataricum; 3. F. tataricum ssp. potanini; 4. F. lineare; 5. F. callianthum; 6. F. densovillosum; 7. F. esculentum ssp. ancestralis; A. Outline in polar view; B. Outline in equatorial view; C. Aperature; D. Exine sculpture.

#### 图 1 养麦属花粉的电镜扫描图片(1-7)

Fig. 1 Electron microscopic picture of *Fagopyrum* pollen (1-7)



8. 细柄野荞; 9. 疏穗野荞麦; 10. 理县野荞; 11. 灌野荞麦; 12. 长柄野荞麦; 13. 硬枝野荞麦。A. 极面观; B. 赤道观面; C. 萌发沟; D. 外壁纹饰。

- 8. F. gracilipes; 9. F. caudatum; 10. F. macrocarpum; 11. F. rubifolium; 12. F. statice; 13. F. urophyllum; A. Outline in polar view;
- $\boldsymbol{B}.$  Outline in equatorial view;  $\boldsymbol{C}.$  Aperature; D. Exine sculpture.

#### 图 2 荞麦属花粉的电镜扫描图片(8-13)

Fig. 2 Electron microscopic picture of Fagopyrum pollen (8-13)

# 2.4 花粉性状的聚类分析

以极轴长、赤道轴长、萌发沟长及极轴长/赤道轴长(P/E)等为参数,进行聚类分析,当遗传距离为25时,将供试材料分为2大类,其中甜荞野生近缘种和细柄野荞聚为一类,这主要是由于它们的P/E值、网眼宽、网脊宽、网眼大小和萌发沟等特征较为相似。而另一类群由于P/E值、网眼宽、网脊宽、网眼大

小和萌发沟长、宽等花粉特征上相似聚为一类。当遗传距离为5时可分为4大类:第 I 类为苦荞野生近缘种、线叶野荞麦、苦荞麦、硬枝野荞麦和花叶野荞该类花粉P/E 值、网眼宽、网脊宽、网眼大小和萌发沟长、宽均较小,花粉形状近球形和长球形,花粉大小为中等大小或小花粉;第 II 类为密毛野荞、疏穗野荞麦、长柄野荞麦、灌野荞麦、金荞麦和理县野荞其花粉的P/E 值、网眼宽、网脊宽、网眼大小和萌发沟长、宽为中等,花粉形状为近球形或长球形,花粉均为中等大小;第 III 类为甜荞野生近缘种;第 IV 类为细柄野荞该类花粉P/E 值、网眼宽、网脊宽、网眼大小和萌发沟长、宽最大,花粉形状为长球形,花粉大小为大花粉但甜荞野生近缘种在萌发沟长、宽和网脊大小都大于细柄野荞,因此两者单独划分(图 3)。

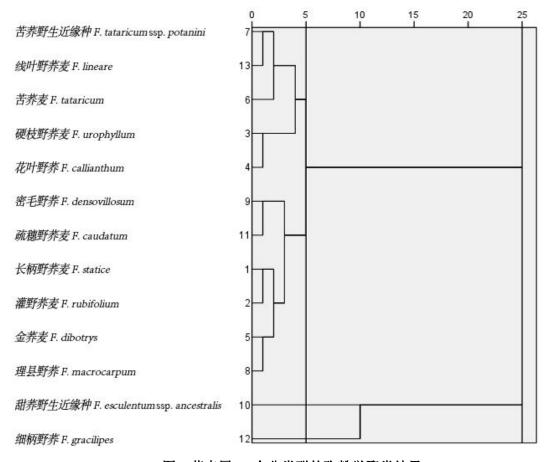


图 3 荞麦属 13 个分类群的孢粉学聚类结果

Fig.3 Results of palynology clustering of 13 taxa of Fagopyrum

# 3 讨论

#### 3.1 荞麦属植物花粉形态特征

荞麦属的确立经历了多次反复,争议在于应将荞麦属作为独立的属处理(Yukio, 1960; Graham, 1965),还是将其归入蓼属(Polygonum L.)(Steward, 1930; Komarov, 1936)。广义蓼属(Polygonum L.)约 230种,有些学者主张将其归为一个属,也有学者认为应将其进一步划分为 11 个单独的属(王慧春,2008)。中国植物志(1998)除将荞麦属、金线草属(Antenoron Rafin.)、虎杖属(Reynoutria Houtt.)和何首乌属(Fallopia Adans.)作为独立的属外,其他物种仍归并在蓼属中。Steward (1930)根据植物的形态特征,如花序类型、果被是否具翅、有无分枝、瘦果形状等特征,将蓼族(Polygoneae)划分为了金线草属(Tovara Adans.)(即 Antenoron)、冰岛蓼属(Koenigia L.)和蓼属,并将荞麦类植物作为一个组划入到蓼属中。

Hedberg (1946) 基于荞麦属植物外壁纹饰(细网状结构、柱状层结构、具有分枝的柱状层小柱)、植物体的外部形态特征以及染色体基数,认为其作为一个单独的属更为合理。广义蓼属花粉形态大多数为近球形至近长球形,少数为扁球形或长球形;萌发孔有3孔沟、多沟、散沟;外壁纹饰为微刺一穴状、刺状、粗网状、皱块状(王建新和冯志坚,1994;周忠泽等,2002)。本文通过对荞麦属11种及2亚种植物花粉形态的研究,对荞麦属的花粉形态有了较全面系统的认识,这些花粉都属于典型的荞麦属类型即极面观为钝三角形或近圆形、赤道面观为扁球形或近球形、外壁纹饰均为细网状、萌发孔为三孔沟,荞麦属的花粉有着非常一致的共同特征,因此其花粉形态特征明显的区分与广义蓼属的其他植物,支持将荞麦属作为独立的属处理。

#### 3.2 花粉形态的种间差异

花粉形态结构在遗传上是稳定的、保守的、独特的,不同种类的花粉表面都有复杂而独特的纹饰,这 是研究进化和分类的一个重要指标(Walker, 1974; 李洪池等, 2021; 张飞飞, 2024)。Leeuwen等(1988) 报道了栽培荞麦: 甜荞和苦荞麦的花粉形态,结果显示两者不论是在花粉粒大小还是外壁纹饰上均存在较 为显著的差异。Hong 和 Choi (1998) 观察了金荞麦、苦荞麦、甜荞、心叶野荞麦、长柄野荞麦、细柄野 荞、小野荞、疏穗小野荞、线叶野荞麦、疏穗野荞麦、硬枝野荞麦的花粉形态特征,结果表明种间差异较 明显,对于荞麦属是具有一定分类价值的性状。本研究在前人的基础上增加了对荞麦属7个类群的孢粉特 征观察,结果显示荞麦属 13 个类群花粉形状呈长球形或近球形,极轴与赤道轴之比差异较小。外壁纹饰 差异较为显著,网眼大小在 0.16~3.01 μm 间,形态也各不相同,这表明花粉外壁纹饰可作为荞麦属种间 分类性状之一。细柄野荞花粉(极轴长 P=46.79, P/E=1.29)属于长球形、大花粉、极轴长/赤道轴长(P/E) 最大(1.29 µm)、网眼直径为(2.06 µm),同时网眼类型为网状;甜荞野生近缘种花粉较大(极轴长 P=46.48, P/E=1.4)属于典型的长球形、大花粉,其萌发沟最长(40.28 μm)、网眼大小为(3.01 μm)明显区别于其 他荞麦属植物。从形态特征看,细柄野荞和密毛野荞的形态较为相似,如茎粗较小、叶为卵状或心状卵形、 叶面纸质、花梗无关节、种子具光泽等,但密毛野荞叶片表面具细小皱纹和明显的小泡状突起且双面被密 毛,明显的区别于细柄野荞(王成龙,2018)。从倍性看,密毛野荞为二倍体(2n=2x=16),细柄野荞为 四倍体(2n=4x=32)。从核型角度,密毛野荞比细柄野荞演化较晚(刘建林,2009)。柏大全(2009)基 于 ISSR 分子标记的分析结果显示,密毛野荞与细柄野荞、齿翅野荞聚在一起,三者的亲缘关系较近。本 文观察的花粉特征来看,密毛野荞和细柄野荞两者差异显著,具体如下: (1)花粉形状不同,密毛野荞 为近球形,细柄野荞为长球形;(2)花粉大小差异显著:密毛野荞中等大小,细柄野荞为大花粉粒;(3) 网眼类型不同:密毛野荞为微细网状,细柄野荞为网状;(4)萌发沟差异较为显著:密毛野荞的萌发沟 (25.87 μm) 较细柄野荞的萌发沟短(38.21 μm),密毛野荞萌发沟(4.22 μm) 较细柄野荞萌发沟宽(2.91 µm),基于花粉形态特征我们认为两者的亲缘关系较远。综上,花粉形态特征只可作为荞麦属植物种间分 类的参考性状之一,具有一定的分类学意义,但是作为单一指标时对某些物种的区分能力不足。

#### 3.3 花粉形态的进化趋势

花粉的大小和表面纹饰特征在一定程度上可以反映植物的进化程度(赵艺璇等,2021)。花粉形态的演化顺序是由大到小,花粉越小的植物越进化,萌发孔的演化则是由简单到复合,花粉表面纹饰的演化是由短刺到长刺、再到网状纹饰(周守标等,2005)。然而,本研究发现荞麦属植物的花粉极轴长介于 17.6~46.79 µm 之间,大多属于中等大小花粉,表面纹饰为细网状,在双子叶植物中属进化程度较高的类群(周忠泽,2003; 张玉霞,2002)。花粉的形态结构在属间和种间具有很强的保守性,是进行物种分类和系统发育研究的重要基础,然而某些形态性状还会受到群体、个体和地理环境的影响,具有复杂性(顾欣和张延龙,2013; Dixit et al., 2016; Halbritter et al., 2018)。从整体看,种间花粉形态差异不大,只是在个别性状上表现出显著差异,从而导致聚类结果与当前的该属的分类和分组(大粒组和小粒组)不一致。例如,苦荞麦和苦荞野生近缘种,从形态看不论是从叶片、茎秆、根茎看两者均十分相似,两者均为 2 倍体 2n=2x=16, ITS 和 trnH-psbA 序列分析表明,苦荞麦野生近缘种是现在栽培苦荞麦的祖先品种,栽培苦荞麦的叶绿体基因组和核基因组均来自野生苦荞麦(Tsuji & Ohnishi, 2001),而苦荞麦属于对称核型,有 2 对随体,有

一对染色体的短臂端部显示 Giemsa 深染色区带,这是其他荞麦所没有的(陈庆富,2001)。

综上所述,仅凭借花粉形态不足以区分该属的种间关系,只能作为荞麦属植物分类的参考依据之一,还需要进一步结合形态学、解剖学、细胞学以及分子生物学等证据以予确定。

# 4 结论

供试的荞麦属 13 个分类群的花粉具有形状为长球形或近球形、外壁纹饰为细网状、萌发孔为三孔沟等一致性特征,支持将其作为独立的属处理。花粉大小,外壁纹饰的网眼形状以及萌发沟的长宽存在种间差异,但差异较小。聚类结果显示,供试荞麦属植物可分为 4 类,其中甜荞野生近缘种与细柄野荞明显的区别于该属的其他物种。从一致性看花粉特征可作为荞麦属划分的重要依据,但是仅部分花粉特征在种间差异显著,表明其对种间的区分力不足,需要结合其他分类学手段相互印证。

## 参考文献:

- BAI DQ, 2009. Research on cytology and genetic mark among buckwheat species in west of Sichuan [D]. Thesis for M.S., Sichuan Agricultural University: 23. [柏大全, 2009. 四川西部地区荞麦资源细胞学及遗传标记研究 [D]. 硕士学位论文,四川农业大学: 23.]
- CHEN QF, 1999. A study of resources of *Fagopyrum* (Polygonaceae) native to China [J]. Botanical Journal of Linnean Society, 130: 54-65.
- CHEN QF, 2001. Karyotype analysis of five *Fagopyrum* species native to China [J]. Guihaia, 21(2):107-110. [陈 庆富, 2001. 五个中国荞麦(*Fagopyrum*) 种的核型分析 [J]. 广西植物, 21(2): 107-110.]
- DREYER LL, 1996. A palynological review of *Oxalis* (Oxalidaceae) in southern Africa [D]. Pretoria: University of Pretoria: 149-156.
- DIXIT P, SAXENA G, KUMAR D, 2016. Behavioural studies on the pollen grains of pinus roxburghii collected from lucknow, India A report [J]. The Palaeobotanist, 65: 285-296.
- ERDTMAN G, 1978. Handbook of palynology [M]. Beijing: Science Press: 13-16. [埃尔特曼, 1978. 孢粉学手册 [M]. 北京: 科学出版社: 13-16.]
- Fan Y, Jin Y, Ding M, et al. The complete chloroplast genome sequences of eight *Fagopyrum* species: insights into genome evolution and phylogenetic relationships [J]. Front Plant Science. 2021, 15(12): 799904.
- GRAHAM SA, Wood CE, 1965. The genera of Polygonaceae in the southeastern United States [J]. Journal of the Arnold Arboretum, 46(2): 91-121
- ZHANG FF, YANG TF, CHEN LR, et al., 2023. Review of pollen color diversity in Angiosperms [J/OL]. Biodiversity Science: 1-24. http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3247.Q.20231206.1310.006.html. [张飞飞,杨天凤,陈莉荣,等,2023. 被子植物花粉颜色多样性研究、应用与展望 [J/OL]. 生物多样性: 1-24. http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3247.Q.20231206.1310.006.html.]
- GU X, ZHANG YL, 2013. Poleen morphology observation of five wild and seven cultivated lily species [J]. Journal of Northwest A & F University (Nat Sci Ed ), 41(7): 195-200. [顾欣,张延龙, 2013. 百合属 5 个野生种及 7 个栽培品种花粉形态的观察 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 41(7): 195-200.]
- HEDBERG O, 1946. Pollen morphology in the genus *Polygonum* L. s.lat. and its taxonomical significance [J]. Svensk Bot anisk Tidskrift, 40: 371-404.
- HONG SP, CHOI JH, 1998. Pollen morphology of the genus *Fagopyrum* Mill. [J]. Korean Journal of Plant Taxonomy, 28: 281-300.
- HALBRITTER H, ULRICHL S, GRIMIMSSON F, 2018. Illustrated pollen terminology [M]. Berlin: Springer: 61-63.
- KONG H, WANG QR, 1991. Studies on pollen morphology of *Hemerocallis* in northwest China [J]. Bulletin of Botanical Research, 11(1): 85-87. [孔红,王庆瑞,1991. 中国西北地区萱草属花粉形态研究 [J]. 植物研

- 究, 11(1): 85-87.]
- Komarov, VL,1936. Flora USSR Mosqva & Leningrad.
- LEEUWEN PV, PUNT W, HOEN PP, 1988. The Northwest European pollen flora-43. Polygonaceae [J]. Review of Palaeobotany and Palynology, 57: 81-151.
- LI AR, 1998. Flora reipublicae popularis sinicae [M]. Beijing: Science Press, 25(1): 3. [李安仁, 1998. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 25(1): 3.]
- LIU JL, TANG Y, SHAO JR, et al., 2009. Karyotypic studies of two wild buckwheat species in the *Fagopyrum* mill [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 29(9): 1798-1803. [刘建林,唐宇,邵继荣,等,2009. 荞麦属 2 个野生荞麦种的染色体核型研究 [J]. 西北植物学报,29(9): 1798-1803.]
- LÓPEZ A, PANSERI FA, URTUBEY E, 2013. Revision of *Oxalis* section *Palmatifoliae* DC. (Oxalidaceae) [J]. Phytotaxa, 138(1): 1-14.
- LI HC, WU TY, LUO J, 2021. Pollen morphological characteristics of 30 species of gentianaceae in Shergyla Mountain Area, Tibet [J]. Acta Horticulturae Sinica, 48(12): 2427-2442. [李洪池,吴天彧,罗建,2021. 西藏色季拉山区龙胆科 30 种植物的花粉形态特征 [J]. 园艺学报,48(12): 2427-2442.]
- MIN DZ, SHI W, DEHSHIRI MM, et al., 2023. The molecular phylogenetic position of *Harpagocarpus* (Polygonaceae) sheds new light on the infrageneric classification of *Fagopyrum* [J]. PhytoKeys, 220: 109-126.
- Ohnishi O, Matsuoka Y. Search for the wild ancestor of buckwheat. II. Taxonomy of *Fagopyrum* (Polygonaceae) species based on morphology, isozymes and cpDNA variability. Genes & Genetic Systems, 1996, 72: 383-390.
- OHSAKO T, LI CY, 2020. Classification and systematics of the *Fagopyrum* species [J]. Breeding Science, 70(1): 93-100.
- STEWARD AN, 1930. The polygoneae of Eastern Asia [M]. Contributions form the Gray Herbarium of Harvard University, 5(88): 1-129.
- SHI JQ, LI YQ, ZHANG ZW, et al., 2015. Genetic diversity of buckwheat and its wild species [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 16(3): 443-450. [史建强,李艳琴,张宗文,等,2015. 荞麦及其野生种遗传多样性分析 [J]. 植物遗传资源学报,16(3): 443-450.]
- TSUJI K, OHNISHI O, 2001. Phylogenetic relationships among wild and cultivated Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum* Gaert.) populations revealed by AFLP analyses [J]. Genes & Genetic Systems, 76(1):47-52.
- TIAN XM, LUO J, WANG AL, et al., 2011. On the origin of the woody buckwheat *Fagopyrum tibeticum* (=*Parapteropyrum tibeticum*) in the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 61(2): 515-520.
- TANG Y, SHAO JR, ZHOU ML, 2019. A taxonomic revision of *Fagopyrum* Mill from China [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 20(3): 646-653. [唐宇,邵继荣,周美亮,2019. 中国荞麦属植物分类学的修订 [J]. 植物遗传资源学报,20(3): 646-653.]
- WALKER JW, 1974. Evolution of exine structure in the pollen of primitive angiosperms [J]. American Journal of Botany, 61(8): 891-902.
- 王安虎, 熊梅, 耿选珍, 等, 2003. 中国荞麦的开发利用现状与展望 [J]. 作物杂志, 3: 7-8.
- 王安虎,夏明忠,蔡光泽,等,2006. 四川省凉山州东部野生荞麦资源的特征特性和地理分布研究 [J]. 作物杂志,5:25-27.
- WANG JX, FENG ZJ, 1994. A study on the pollen morphology of the genus *Polygonum* in China [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 32(3): 219-231. [王建新, 冯志坚, 1994. 中国蓼属植物花粉形态的研究 [J]. 植物分类学报, 32(3): 219-231.]

- WANG FX, QIAN NF, ZHANG YL, 1995. Pollen flora of China [M]. Beijing: Science Press: 1-35. [王伏雄, 钱南芬, 张玉龙, 1995. 中国植物花粉形态 [M]. 北京: 科学出版社: 1-35.]
- WANG CL, LI ZQ, DING MQ, et al., 2017. *Fagopyrum longzhoushanense*, a new species of Polygonaceae from Sichuan, China [J]. Phytotaxa, 291(1): 73-80.
- WANG HC, 2008. Germplasm resources and prospect of utilization and exploitation about *Polygonum* L. [J]. Qinghai Prataculture, 17(4): 17-21. [王慧春, 2008. 蓼属植物种质资源及其开发利用 [J]. 青海草业, 17(4): 17-21.]
- WANG CL, 2018. Comparative analysis of wild buckwheat chloroplast genomes and phylogenetic relationship between *Fagopyrum* species [D]. Dissertation for Ph.D., Sichuan Agricultural University: 88-101. [王成龙, 2018, 野生荞麦叶绿体基因组比较分析及荞麦属植物系统进化研究 [D]. 博士学位论文,四川农业大学: 88-101.]
- WEI ZX, 2003. Pollen electron microscopic chart of seed plants [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press: 1-9. [韦仲新, 2003. 种子植物花粉电镜图志 [M]. 昆明:云南科技出版社: 1-9.]
- WEN W, 2019, Phylogenetic evolution of buckwheat and response of its distribution to climate change [D]. Sichuan Agricultural University:100-148. [文雯, 2019. 野生荞麦系统进化及其分布地域对气候变化的响应 [D]. 四川农业大学: 100-148.]
- XIA MZ, WANG AH, 2008. Study on the wild buckwheat resource [M]. Beijing: China Agricultural Press. [夏明 忠, 王安虎, 2008. 野生荞麦资源研究 [M]. 北京:中国农业出版社.]
- XUE ML, HAO XD, HUANG XG, et al., 2024. Morphology analysis of pollen grains of 20 species of *Hibiscus* using scanning electron microscopy [J/OL]. Molecular Plant Breeding: 1-17. http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20230821.1554.013.html. [薛美玲, 郝秀东, 黄旭光, 等, 2024. 20 个 朱 槿 品 种 花 粉 形 态 扫 描 电 镜 观 察 分 析 [J/OL]. 分 子 植 物 育 种 : 1-17. http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20230821.1554.013.html.]
- YUKIO D, 1960. Cytological studies in *Polygonum* and related genera I [J]. The Botanical Magazine Tokyo, 37: 337-340.
- YUAN T, WANG LY, 1999. Pollen morphology of several tree peony wild species and discussion on its evolution and taxonomy [J]. Journal of Beijing Forestry University, 21(1): 22-26. [袁涛,王莲英,1999. 几个牡丹野生种的花粉形态及其演化、分类的探讨 [J]. 北京林业大学学报,21(1): 22-26.]
- YANG YX, 2008. Studies on genetic diversity of buckwheat germplasms [D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University: 18-37. [杨玉霞, 2008. 荞麦种质资源遗传多样性研究 [D]. 雅安: 四川农业大学: 18-37.]
- ZHAO CC, ZHOU MD, LUO DZ, et al., 2000. Morphological characteristics of fruits of *Fagopyrum* (Polygonaceae) from China [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 38(5): 486-489. [赵佐成,周明德,罗定泽, 等,2000. 中国荞麦属果实形态特征 [J]. 植物分类学报,38(5): 486-489.]
- ZHANG YX, CHEN QF, 2002. Study on pollen morphology of six kinds of buckwheat flowers by means of electric microscope [J]. Guihaia, 22(3): 232-236. [张玉霞,陈庆富,2002. 六个不同类型荞麦花花粉粒形态的电镜观察比较研究 [J]. 广西植物,22(3): 232-236.]
- ZHOU ZZ, TAO HL, BAN Q, et al., 2002. Pollen morphology of *Polygonum* section aconogonon meisn in China [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 40(2): 110-124. [周忠泽,陶汉林,班勤,等,2002. 中国蓼属叉分蓼 组植物花粉形态的研究 [J]. 植物分类学报,40(2): 110-124.]
- ZHOU ZZ, ZHAO ZC, WANG XY, et al., 2003. Pollen morphology tapal and fruit microcharacteristics of the genus *Fagopyrum* Mill. from China [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 41(1): 63-78. [周忠泽, 赵佐成, 汪旭莹, 等, 2003. 中国荞麦属花粉形态及花被片和果实微形态特征的研究 [J]. 植物分类学报, 41(1): 63-78.]
- ZHOU SB, YU BQ, LO Q, et al., 2005. Pollen morphology of Lycoris Herb and its taxonomic significance [J].

- Acta Horticulturae Sinica, 32(5): 149-152. [周守标, 余本祺, 罗琦, 等, 2005. 石蒜属植物花粉形态及分类研究 [J]. 园艺学报, 32(5): 149-152.]
- ZHANG K, FAN Y, WENG W, et al., 2021. *Fagopyrum longistylum* (Polygonaceae), a new species from Sichuan, China [J]. Phytotaxa, 482(2): 173-182.
- ZHAO YX, FENG Q, TIAN L, et al., 2021. Pollen morphology and numerical taxonomy of 22 *Hibiscus syriacus* [J]. Guihaia, 41(1): 103-113. [赵艺璇, 冯琪, 田琳, 等, 2021. 22 个木槿品种花粉形态与分类研究 [J]. 广西植物, 41(1): 103-113.]
- ZHOU ML, TANG Y, FANG WZ, 2021. Color atlas of *Fagopyrum* in China [M]. Beijing: Science Press: 12-19. [周美亮,唐宇,方沩作,2021. 中国荞麦属植物彩色图鉴 [M]. 北京: 科学出版社: 12-19.]